

УДК 576.895.122.1 : 591.477.1

© 1994

**НЕКОТОРЫЕ ФОРМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
ХИТИНОИДНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ *TETRAONCHUS MONENTERON*  
(MONOGENEA: TETRAONCHIDAE)**

**А. А. Малащенко**

*Tetraonchus monenteron* — широко распространенный, специфичный паразит щучковых считается представителем достаточно эволюционно древней группы моногеней. Гусев (1952) отмечал широкое варьирование размеров и форм хитиноидных структур фиксаторного и копулятивного аппаратов этого паразита. Однако специального изучения изменчивости *T. monenteron* не проводилось. В литературе вообще сравнительно мало сведений, касающихся изучения изменчивости моногеней.

В настоящей работе проведено изучение морфологической изменчивости хитиноидных структур *T. monenteron* и выделены некоторые формы, позволяющие анализировать изменчивость на популяционном уровне.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Материалом для работы послужили сборы *T. monenteron* с жабр щук, отловленных в летние сезоны 1989, 1990 гг. на Рыбинском водохранилище и в 1989 г. в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Неполному паразитологическому вскрытию были подвергнуты 31 взрослая щука (L 30—48 см) и 40 сеголетков (L 8.5—14 см) из Рыбинского водохранилища и 8 взрослых щук из Байкала. Сбор моногеней, изготовление поливиниловых препаратов проводили по традиционной методике (Гусев, 1983). Морфологическая изменчивость хитиноидных органов изучена в выборках половозрелых моногеней: 122 особи из Байкала и 144 — из Рыбинского водохранилища.

В работе использована принятая схема измерения срединных крючьев (Гусев, Пугачев, 1985), а также оригинальная схема промеров копулятивного аппарата, по которой измерялись его отдельные части: длина копулятивной трубки, включая загиб; длина растянутого витка поддерживающей пластинки; высота наиболее широкой части поддерживающей пластинки — арка; длина проксимального отростка арки.

Статистическая обработка мерных признаков проводилась на ПК с использованием пакета программы «Statgrafic». Частоты дискретных вариаций меристического признака анализировались по показателям популяционной изменчивости: среднее число фенотипов, доля редких фенотипов, показатель сходства популяций и критерий идентичности (Животовский, 1982).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Внутрипопуляционная изменчивость. При анализе изменчивости мерных признаков хитиноидных структур низших моногеней необходимо учитывать различные факторы, которые могут на нее влиять. В ряде публикаций особое внимание уделялось влиянию размеров жаберных лепестков хозяина на размеры прикрепительных структур моногеней (Белова, 1977; Герасев, 1981, и др.). Мы попытались среди пластических признаков хитиноидного вооружения *T. monenteron* выявить такие, которые не зависят от размеров жаберных лепестков.

Предварительно проведенные исследования изменчивости *T. monenteron* от взрослых одноразмерных щук Рыбинского водохранилища (Малашенко, 1990) позволили выделить несколько наиболее стабильных и наименее скоррелированных между собой признаков, а именно: ширина базальной части и длина острия брюшных и спинных срединных крючьев, длина трубки копулятивного аппарата, высота арки, и длина ее отростка. Результаты статистической обработки этих параметров хитиноидных органов моногеней, собранных с сеголеток и взрослых щук Рыбинского водохранилища, приведены в табл. 1.

Сравнение средних значений параметров по критерию Стьюдента при уровне значимости 1 % позволяет выделить признаки, не связанные с размерами хозяина: длина острия обеих пар срединных крючьев и длина копулятивной трубки. Средние значения этих признаков у моногеней из двух выборок достоверно не различаются. Между средними значениями размеров арки различия являются достоверными. Однако у особей тетраонхусов от молодых щук этот признак имеет большее значение, что также позволяет выделить его в число не зависящих от размеров хозяина.

Поддерживающая пластинка копулятивного аппарата *T. monenteron* имеет один растянутый и несколько плотных витков, которые она образует вокруг копулятивной трубки. Число плотных витков непостоянно (Гусев, 1952; Гусев, Пугачев, 1985). Эта структура является диагностическим признаком, поэтому изучение ее изменчивости может представлять интерес для систематических целей. В материале у моногеней из Рыбинского водохранилища выделены три вариации числа плотных витков: один, полтора, два. В табл. 2 с использованием показателей популяционной изменчивости

Т а б л и ц а 1

Результаты статистической обработки пластических признаков хитиноидных органов *T. monenteron* от сеголеток и взрослых щук Рыбинского водохранилища

Table 1. Results of statistic working of plastic characters of *T. monenteron* chitinoid organs from the young and adult pikes of Rybinsk reservoir

Параметры	Особи от взрослых щук			Особи от сеголеток		
	N	$M \pm m$ (mkm)	$\sigma$	N	$M \pm m$ (mkm)	$\sigma$
Брюшные крючья:						
ширина базальной части	100	43 $\pm$ 0.4	4.3	44	35 $\pm$ 0.4	2.5
длина острия	100	15 $\pm$ 0.1	1.2	44	15 $\pm$ 0.2	1.1
Спинные крючья:						
ширина базальной части	100	29 $\pm$ 0.4	4.1	44	22 $\pm$ 0.3	2.3
длина острия	100	15 $\pm$ 0.1	1.1	44	15 $\pm$ 0.2	1.2
Копулятивный аппарат:						
длина трубки	80	77 $\pm$ 0.7	6.6	42	76 $\pm$ 0.2	9.8
высота арки	80	10 $\pm$ 0.1	1.2	42	11 $\pm$ 0.2	1.5
длина отростка	80	13 $\pm$ 0.2	1.4	42	12 $\pm$ 0.3	2.2

Т а б л и ц а 2

Характеристика разнообразия в группировках особей *T. monenteron* от сеголеток и взрослых щук (Рыбинское водохранилище), показатель сходства и критерий идентичности

Table 2. Performance data of variety in the groups of specimens of *T. monenteron* from young and adult pikes (Rybinsk reservoir), the index of similarity and the criterion of identity

	Частота фенов, витки:			N	Среднее число фенов	Доля редких фенов
	1	1.5	2			
Моногены от сеголеток	0.585	0.056	0.361	36	2.57±0.175	0.14±0.058
взрослых рыб	0.37	0.037	0.593	108	2.46±0.11	0.18±0.037

Примечание. Показатель сходства: 0.97±0.023; критерий идентичности: 6.48.

приводятся результаты сравнения частот встречаемости вариаций данного признака у моногеной с сеголеток и взрослых щук.

Сравниваемые группировки слабо различаются по среднему числу и доле редких фенов. При этом получены достоверные различия при уровне значимости 5 % между частотами встречаемости одинаковых вариаций.

Межпопуляционная изменчивость. Аналогичный сравнительный анализ изменчивости проведен между выборками моногеной из двух географически разобщенных популяций: от щук из Рыбинского водохранилища (обобщенная выборка) и из оз. Байкал. При сравнении пластических признаков использованы только те параметры, которые не испытывают влияния размерных характеристик хозяев (табл. 3). Сравнение средних значений интересующих нас признаков по критерию Стьюдента показало достоверные различия при уровне значимости 1 % между моногенами из Байкала и Рыбинского водохранилища по длине острия обеих пар срединных крючьев, длине трубки копулятивного аппарата и высоте арки. Три первых признака имеют большие значения у байкальских моногеной, а последний признак — у волжских.

В популяции *T. monenteron* из Байкала нами выделены те же три вариации числа плотных витков поддерживающей пластинки, что и в волжской популяции. Сравнительный анализ выборки из двух популяций по частотам вариаций (табл. 4) выявляет слабые различия по степени внутривидового разнообразия. Однако значимые различия между этими популяциями получены по критерию идентичности при уровне значимости 1 %, т. е. имеются достоверные различия по частотам встречаемости одинаковых вариаций полиморфного признака.

Т а б л и ц а 3

Результаты статистической обработки пластических признаков хитиноидных органов *T. monenteron* из Рыбинского водохранилища и озера Байкал

Table 3. Results of statistic working of plastic characters *T. monenteron* chitinoid organs from Rybinsk reservoir and lake Baikal

Параметры	Оз. Байкал			Рыбинское водохранилище		
	N	M±m (mkm)	σ	N	M±m (mkm)	σ
Брюшные крючья						
ширина базальной части	94	57±0.5	4.6	144	41±0.5	5.4
длина острия	105	16±0.1	1.3	144	15±0.2	1.1
Спинные крючья						
ширина базальной части	107	40±0.4	3.9	144	27±0.8	5.9
длина острия	107	17±0.1	1.3	144	15±0.2	1.1
Копулятивный аппарат						
длина трубки	96	85±0.8	7.9	122	77±1.1	7.8
высота арки	100	10±0.1	1.3	122	11±0.2	1.5

Т а б л и ц а 4

Характеристика разнообразия в популяциях *T. monenteron* из Рыбинского водохранилища и оз. Байкал, показатель сходства популяций и критерий идентичности

Table 4. Performance data of variety in the *T. monenteron* populations from Rybinsk reservoir and lake Baikal, the index of similarity of populations and the criterion of identity

Популяция	Частота фенотипов, витки:			N	Среднее число фенотипов	Доля редких фенотипов
	1	1.5	2			
Рыбинское водохранилище	0.424	0.042	0.534	144	$2.52 \pm 0.092$	$0.16 \pm 0.031$
Байкал	0.327	0.114	0.529	104	$2.68 \pm 0.091$	$0.11 \pm 0.031$

Примечание. Показатель сходства популяций:  $0.93 \pm 0.023$ ; критерий идентичности: 35.3.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В большинстве работ, посвященных изучению изменчивости низших моногеней, анализируются факторы, влияющие на размерные характеристики хитиноидных органов (Ergens, 1976; Белова, 1977; Герасев, 1981; Изюмова, 1988; Мо, 1991a, 1991b, и др.). Как правило, делаются выводы об адаптивном значении изменчивости пластических признаков прикрепительного аппарата моногеней. Эти данные представляют интерес для нумерической таксономии и дают мало информации для генетико-эволюционного изучения популяций. Другой подход к изучению изменчивости моногеней — фенетический. Число работ в этой области невелико (Фортуна, 1987; Пугачев, 1987), но они несут существенную информацию о структуре популяций и видов, позволяющую разрабатывать микроэволюционные проблемы, вопросы теоретической систематики (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Используя анализ пластических признаков и фенетический подход, нам удалось выявить гетерогенность внутри популяции и различия между изученными популяциями *T. monenteron*. Сравнение пластических признаков позволяет характеризовать группу особей или популяцию в целом. Так, в нашем случае, исходя из результатов морфометрических исследований, можно говорить, что байкальские тетраонхусы имеют более крупные размеры хитиноидных органов, чем моногеней из Рыбинского водохранилища. Можно предположить, что выявленные различия по пластическим признакам отражают различия в генетической структуре каждой популяции. Различия в структуре популяций также выявляются по результатам анализа полиморфного признака — число плотных витков поддерживающей пластинки. Вариации этого признака могут быть определены как фены, а потому имеют генетическую детерминацию.

Рассматривая результаты наших исследований, необходимо указать на различия, выявленные между группировками *M. monenteron*, обитающими на жабрах взрослых щук и сеголеток, отловленных в одном из притоков Рыбинского водохранилища. Факт обитания на сеголетках разных видов рыб особей, имеющих более мелкие размеры прикрепительных структур, чем на взрослых рыбах, известен для многих моногеней, в том числе и для *T. monenteron* (Гусев, Пугачев, 1985). Это подтвердилось при обработке и нашего материала. Такие различия между группами особей являются фенотипическими реакциями, не связанными с генотипическими различиями. Однако достоверные различия в частотах встречаемости одинаковых фенотипов в группах *T. monenteron* с сеголеток и взрослых щук позволяют говорить об генетической неоднородности этих внутривидовых группировок.

Подобные различия могут возникать при наличии какого-либо изоляционного барьера, в той или иной степени затрудняющего обмен генетическим материалом в популяции. В нашем случае, вероятно, таким барьером служат различия в образе жизни молоди и взрослых щук. Сеголетки обитали на отмели, где глубина не превышала 50 см, взрослые щуки — на участках с большими глубинами и на мелководье не встречались. Учитывая, что *T. monenteron* размножается в течение всего теплого периода (Быховский, 1957) и достаточно интенсивно растет (развитие от онкомирацидия до половозрелой особи проходит в среднем за 7 сут), мы предполагаем, что в конкретных природных условиях существуют две внутривидовые группировки, имеющие генотипические различия.

#### Список литературы

- Белова С. В. Изменчивость хитиноидных образований *Dactylogyrus hypophthalmichthys* в зависимости от размера хозяина и сезона // Исследования моногеней в СССР. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 41—46.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 507 с.
- Герасев П. И. Изменчивость хитиноидных структур и ее адаптивное значение у *Dactylogyrus extensus* (Monogenea) // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 3. С. 234—239.
- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб реки Волги // Паразитол. сб. АН СССР. 1952. Т. 14. С. 164—180.
- Гусев А. В. Методика сбора и обработки материалов по моногенам, паразитирующим у рыб. Л.: Наука, 1983. 45 с.
- Гусев А. В., Пугачев О. Н. Отряд Tetraonchidea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 253—268.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44.
- Изюмова Н. А. Некоторые итоги изучения биологии дактилогидрид карповых рыб // Исследования моногеней. Л.: Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 77—87.
- Малашенко А. А. Распределение на жабрах и популяционная изменчивость *Tetraonchus monenteron* (Monogenea) — паразита щуки // Бюл. Всес. ин-та гельминтол. 1990. № 54. С. 89.
- Пугачев О. Н. Географическая изменчивость *Dactylogyrus phoxini* Malewitszkaja 1949 // Популяционная биология гельминтов. (Тез. докл. симп. Черноголовка, 15—17 апр. 1987). М., 1987. С. 137—139.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb. 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 161. С. 51—62.
- Ergens R. Variability of hard parts of opisthaptor of two species to *Gyrodactylus Nordmann, 1832* (Monogeneoidea) from *Phoxinus phoxinus* L. // Fol. Parasitol. 1976. Vol. 23. P. 111—126.
- Mo T. A. Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea, Gyrodactylidae) on rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in a fish farm, with comments on the spreading of the parasite in south-eastern Norway // Syst. Parasitol. 1991a. Vol. 20. N 1. P. 1—9.
- Mo T. A. Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea, Gyrodactylidae) on parr of Atlantic Salmon *Salmo salar* L. in laboratory experiments // Syst. Parasitol. 1991b. Vol. 20. N 1. P. 11—19.

Институт паразитологии РАН, Москва

Поступила 17.04.1993

SOME FORMS OF POPULATION VARIABILITY OF THE CHITINOID FORMATIONS  
OF TETRAONCHUS MONENTERON (MONOGENEA: TETRAONCHIDAE)

A. A. Malashenko

*Key words:* *Tetraonchus monenteron*, morphological variability, phenetic of populations

S U M M A R Y

Population variability of the adhesive apparatus and copulatory organ of *Tetraonchus monenteron* from young and adult pikes (*Esox lucius*) from Rybinsk reservoir (Volga river system) and adult pikes from lake Baikal has been studied. Comparison analysis of seven plastic and one meristic characters allowed to discover differences between the groups of monogeneans from young and adult pikes from «rybinsk» population by frequently of the variations of number of the tight coils of copulatory organ support bar. Differences between «rybinsk» and «baikal» populations of *T. monenteron* were found. The «baikal» monogeneans differ from the «rybinsk» ones by frequently of the copulatory organ phenes and also more large sizes of the chitinoid formations.